

DIVERSIDAD Y REDUNDANCIA FUNCIONAL DEL ENSAMBLAJE DE PECES DE LOS ARRECIFES CORALINOS DE ISLA GORGONA

Juan Fernando Rivera Cifuentes

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

correo electrónico: rivera.juan@correounivalle.edu.co

Fernando A. Zapata

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

correo electrónico: fernando.zapata@correounivalle.edu.co

María del Mar Palacios Otero

Deakin University, Victoria 3125, Australia

correo electrónico: m.palacios@deakin.edu.au

RESUMEN

Comprender las características de los ensamblajes considerando los papeles funcionales de sus especies es importante para estimar la resiliencia y estabilidad de los ecosistemas. En este estudio, se evaluó la diversidad y la redundancia funcional del ensamblaje de peces de tres arrecifes coralinos de Isla Gorgona, Pacífico Oriental Tropical. Con base en 120 censos visuales y seis rasgos de la historia de vida de las especies de peces, este análisis reveló que el acervo local de especies ocupa un 83% del espacio funcional ocupado por el acervo de especies regional (Pacífico Oriental Tropical), indicando que la comunidad de peces de la isla desempeña un amplio rango de funciones ecológicas. El ensamblaje presentó un alto grado de diferenciación de nicho de las especies dominantes (*Divergencia Funcional* alta) y una distribución desigual de las funciones desempeñadas (*Equidad Funcional* baja). El índice de *Redundancia Funcional R* fue de 0,591 reflejando cierta vulnerabilidad funcional para las especies de peces depredadoras y de gran tamaño. Los resultados sugieren que, a pesar de la alta complementariedad de nicho en la comunidad de peces, las funciones no están homogéneamente representadas y, por lo tanto, algunas partes del nicho están siendo subutilizadas haciéndolas funcionalmente vulnerables. Por último, este estudio pone en consideración la importancia de involucrar los rasgos funcionales en los planes de monitoreo y manejo de los arrecifes coralinos.

palabras clave: complementariedad de nicho, divergencia funcional, equidad funcional, peces de arrecife coralino, vulnerabilidad funcional.

ABSTRACT

Fish diversity promotes coral reef resilience and health due to the multiple functions they perform in the reef. Hence, understanding the characteristics of the fish assembly and their functional roles is important to estimate the resilience

and stability of the ecosystem. In this study, we evaluated the functional diversity and the functional redundancy of the fish assemblages from three coral reefs of Gorgona Island, Tropical Eastern Pacific. Analysis of 120 visual surveys and six life history traits of each fish species, revealed that the local pool of species occupies 83% of the functional space occupied by the regional species pool (Tropical Eastern Pacific), indicating the fish on the island are performing a wide range of ecological functions. The fish community presented a high degree of niche differentiation by the dominant species (high *Functional Divergence*) and an unequal distribution of the functions performed (low *Functional Evenness*). The functional redundancy index R was 0.591 reflecting some functional vulnerability for the predatory and large-bodied species of the assemblage. Results suggest that despite the high niche complementarity in the fish community, there is an unequal distribution of functions and hence, some parts of the niche are underutilized and functionally vulnerable. This study highlights the importance of involving functional traits in the monitoring and management plans of coral reefs.

key words: niche complementarity, functional divergence, functional evenness, coral reef fishes, functional vulnerability.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son uno de los ecosistemas más productivos y biológicamente diversos del planeta, proporcionando bienes y servicios ecosistémicos a muchas comunidades costeras (Moberg & Folke, 1999; Knowlton *et al.*, 2010). Desafortunadamente, hoy en día los arrecifes coralinos se encuentran en un gran estado de amenaza debido a una larga historia de explotación y degradación antropogénica, así como por su susceptibilidad a los efectos del cambio climático global (De'ath *et al.*, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Pratchett *et al.*, 2014). Como consecuencia, se han presentado disminuciones significativas en la abundancia, diversidad y productividad de los organismos asociados a estos ecosistemas, especialmente los peces de arrecifes coralinos, los cuales representan una gran proporción de la biomasa local, juegan un papel clave en el mantenimiento de la salud arrecifal y promueven la diversidad local (Pratchett *et al.*, 2004; Worm *et al.*, 2006; Aguilar-Medrano & Calderon-Aguilera, 2016). Lo anterior, ha puesto de manifiesto la importancia de estudiar los efectos de la degradación coralina en el ensamblaje de peces arrecifales.

La resiliencia y la estabilidad de los ecosistemas están fuertemente ligadas a la diversidad biológica y funcional de la comunidad. Varios estudios han examinado la relación entre la degradación de los hábitats coralinos y la abundancia de peces, y estos han revelado un amplio rango de respuestas incluyendo la ausencia de cambios aparentes, reducciones o incluso incrementos en la abundancia de algunas especies (Jones *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2006; Holbrook *et al.*, 2008; Pratchett *et al.*, 2008). Sin embargo, más allá de la

pérdida de especies, la pérdida de funciones particulares parece ser la principal amenaza para los procesos y servicios ecosistémicos (Naeem *et al.*, 2012). Debido a esto, para evaluar la resiliencia y estabilidad de los ecosistemas es pertinente no sólo tener en cuenta la identidad de las especies, sino considerar los papeles funcionales que estas desempeñan en los procesos ecosistémicos, es decir, incorporar el estudio de la diversidad funcional (Hoey & Bellwood, 2009; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

La diversidad funcional es el componente de la diversidad que es medido por los rasgos funcionales de las especies. Estos rasgos son características del individuo que influyen en su desempeño y en el papel que juegan en el ecosistema (Violle *et al.*, 2007). Así, la pérdida o adición de especies tiene mayor o menor impacto en los procesos ecosistémicos dependiendo de sus rasgos funcionales (Tilman *et al.*, 1997). Además, el mantenimiento de estos procesos dependerá de que algunas especies presenten funciones similares conformando grupos funcionales, de manera que el grado en el que la pérdida de especies se traduce en una pérdida de funciones ecológicas, dependerá del número de especies que llenan un grupo funcional particular, propiedad que recibe el nombre de redundancia funcional (Rosenfeld, 2002; Naeem, 2008). Por lo anterior, para mantener el funcionamiento del ecosistema, se requiere que haya un amplio rango de funciones ecológicas realizadas por las especies (*Diversidad Funcional*), así como que varias especies desempeñen funciones similares en el ecosistema (*Redundancia Funcional*) (D'Agata *et al.*, 2016). Se ha demostrado que el nivel de redundancia dentro de los grupos funcionales puede asegurar la continuidad de las funciones de la comunidad y además, representa un

estimativo de la estabilidad del ensamblaje y de la resiliencia de los arrecifes (Fonseca & Ganade, 2001; Nyström, 2006; Dolbeth *et al.*, 2016).

En teoría, la diversidad y la redundancia funcional aumentan conforme aumenta la riqueza de especies. No obstante, esta relación no es directa y sencilla pues muchos ecosistemas con alta diversidad funcional y taxonómica presentan baja redundancia funcional entre sus especies (Guillemot *et al.*, 2011; D'Agata *et al.*, 2016). Esto sugiere que algunas funciones están representadas por muchas especies, mientras que otras por pocas o una sola especie, haciendo estas funciones potencialmente vulnerables ante la pérdida o extinción de especies; lo anterior recibe el nombre de vulnerabilidad funcional (Mouillot *et al.*, 2014). De esta manera, la pérdida de una especie que no es redundante o que juega un papel único en el ecosistema, es equivalente a perder una función en el ecosistema (Mouillot *et al.*, 2013). Por otra parte, estas especies distintivas tienden a ser raras o de baja abundancia en la comunidad, lo que resalta la importancia de considerar la abundancia de las especies en el análisis de la vulnerabilidad funcional. En este orden de ideas, la vulnerabilidad funcional será alta si las especies poco abundantes en la comunidad están asociadas con rasgos funcionales únicos o diferentes a los de las otras especies (Ricotta *et al.*, 2016).

En el Pacífico Oriental Tropical, existen pocos estudios en ecología funcional de peces arrecifales y se han llevado a cabo principalmente en regiones costeras de México (Álvarez-Filip & Reyes-Bonilla, 2006; Aguilar-Medrano & Calderon-Aguilera, 2016; Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017). El único estudio que ha evaluado la diversidad funcional del ensamblaje de peces arrecifales en el Pacífico Colombiano fue el realizado en la oceánica Isla Malpelo por Quimbayo *et al.* (2017), quienes encontraron una relativamente alta riqueza funcional con respecto al acervo o ensamblaje de especies regional. No obstante, la estimación de la vulnerabilidad funcional no ha tenido en cuenta la abundancia de las especies en estos estudios. En Isla Gorgona, los estudios que han buscado evaluar la resiliencia de los arrecifes coralinos a las perturbaciones naturales y antropogénicas se han realizado con base en las dinámicas temporales de la cobertura de corales y algas y la abundancia de erizos y peces herbívoros (Zapata *et al.*, 2010; Zapata, 2017). Los estudios que se han enfocado en la abundancia y diversidad de peces de Isla Gorgona han revelado una baja diversidad de especies con respecto a otros ensamblajes de

peces de arrecifes coralinos del mundo y diferencias en la estructura de los ensamblajes de acuerdo a la formas coralinas dominantes en los arrecifes (Zapata & Morales, 1997; Palacios & Zapata, 2014). Sin embargo, hasta ahora ningún estudio se ha enfocado en evaluar la comunidad de peces en términos de su diversidad funcional y sus potenciales implicaciones para el mantenimiento de los procesos del ecosistema. Aunque los arrecifes coralinos de Isla Gorgona son los más grandes y desarrollados del Pacífico Colombiano, su integridad y salud pueden verse comprometidas por perturbaciones naturales como el fenómeno de El Niño y las exposiciones aéreas durante mareas bajas extremas (Zapata, 2017). Dado el incremento en la frecuencia de los eventos que causan blanqueamiento y muerte coralina, y teniendo en cuenta que los análisis funcionales permiten identificar cambios en los ecosistemas independiente de su riqueza de especies (Mouillot *et al.*, 2013), resulta pertinente evaluar la estructura funcional del ensamblaje de peces de los arrecifes coralinos del Parque Nacional Natural Gorgona, su relación con la estructura de la comunidad y sus potenciales implicaciones para la resiliencia de estos ecosistemas. De esta manera, el objetivo de este estudio fue evaluar la diversidad y la redundancia funcional del ensamblaje de peces de los arrecifes coralinos de Isla Gorgona. Además, buscó estimar el grado de vulnerabilidad funcional entre las especies de acuerdo a sus abundancias y a la singularidad de sus funciones. Finalmente, este estudio pone en consideración la integración de las funciones de las especies (a partir de sus rasgos funcionales) en los planes de conservación y de monitoreo de los arrecifes coralinos de la Isla.

MÉTODOS

Área de estudio.

Este estudio se llevó a cabo en Isla Gorgona (2°58' N, 78°10' W), localizada al sur de la provincia Panámica a 30 km del punto más cercano en la costa pacífica colombiana. Este territorio insular presenta una extensión de 13,2 km² y, junto a los 610 km² de área marina circundante y el islote Gorgonilla, fue declarado como Parque Nacional Natural desde 1984 (Díaz *et al.*, 2000). A pesar de las condiciones climáticas y oceanográficas adversas para el desarrollo arrecifal (e.g., fenómeno del Niño, salinidad baja, afloramientos estacionales, exposiciones aéreas durante mareas bajas), esta isla sostiene más de 30 ha de arrecifes de coral que abarcan comunidades de colonias masivas de los géneros

Pavona y *Gardineroseris*, principalmente en sus zonas profundas, y colonias ramificadas del género *Pocillopora* en sus zonas someras (Palacios & Zapata, 2014). Los sitios de estudio se establecieron en tres arrecifes coralinos: La Azufrada, Playa Blanca y La Ventana. El primero es el arrecife más grande y continuo de la isla, ubicado en el lado del sotavento de la misma (costa oriental), presentando una extensión de 780 m a lo largo de la costa y un ancho entre 80-180 m. El arrecife de Playa Blanca, ubicado al sur de La Azufrada, presenta una longitud de 930 m y un ancho entre 60-230 m. Por último, el arrecife de La Ventana está ubicado en el extremo sur de la isla, presenta una estructura vertical de menos de 2 m de altura y se distribuye en parches dispersos (Glynn *et al.*, 1982; Giraldo *et al.*, 2008; Muñoz & Zapata, 2013).

Ensamblaje de peces.

En cada uno de los arrecifes coralinos se estimó la riqueza y abundancia de los peces arrecifales a través de 40 censos visuales (120 en total) en transectos de banda de 30 x 2 m². Los censos incluyeron la identificación y cuantificación de todos los peces observados tanto en la columna de agua como en el substrato arrecifal. En el primer recorrido se censaron las especies grandes y móviles mientras que en el segundo se registraron las especies crípticas y pequeñas. Los transectos se realizaron en la planicie y en el talud del arrecife en horas de la mañana y de la tarde. Con base en los datos obtenidos en los transectos se obtuvo el listado de especies observadas. Adicionalmente, a partir de la base de datos de Roberston y Allen (2015) y el listado de Muñoz y Zapata (2013), se extrajo el listado del acervo de especies regional del Pacífico Oriental Tropical (POT) y el acervo de especies local (i.e. todas las especies de peces registradas en Gorgona), respectivamente. El listado del acervo de especies regional se realizó filtrando el listado de especies para peces cuyos hábitats eran de arrecifes coralinos y corales.

Análisis funcional

El enfoque funcional tiene dos aproximaciones: uno es mediante la agrupación de las especies en conjuntos discretos de acuerdo a la similitud de sus rasgos funcionales y el otro es mediante la estimación de índices de diversidad funcional. Este trabajo evitó clasificar a las especies en grupos o entidades funcionales debido a que, desde el punto de vista teórico, los grupos funcionales son una medición inferior a la estimación de la diversidad funcional a partir de una

escala continua. Además, agrupar a las especies puede resultar en una pérdida de información de la estructura funcional y esta aproximación no toma en cuenta las abundancias de las especies en la comunidad (Villéger *et al.*, 2008; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

a. Rasgos funcionales de los peces

Para caracterizar la estructura funcional del ensamblaje de peces mediante la estimación de los índices de redundancia y de diversidad funcional, se utilizaron seis rasgos de la historia natural de las especies definidas por Mouillot *et al.* (2014): (1) tamaño corporal máximo: < 7 cm, 7,1–15 cm, 15,1–30 cm, 30,1–50 cm, 50,1–80 cm o > 80 cm; (2) movilidad: sedentario (incluyendo especies territoriales), móviles (desplazamientos dentro de un arrecife) o muy móviles (desplazamiento entre arrecifes); (3) período de actividad: diurno, nocturno o ambos; (4) agrupación: solitario, en pareja, grupos pequeños (3-20 individuos), grupos medianos (20-50 individuos) o grupos grandes (más de 50 individuos); (5) posición en la columna de agua: bentónicos, bento-pelágicos (asociados tanto al fondo como a la columna de agua) o pelágicos; y (6) grupo trófico: herbívoros-detritívoros (se alimentan de algas filamentosas o de césped y/o detritos), consumidores de macroalgas (e.g., algas carnosas grandes); consumidores de invertebrados sésiles (e.g., corales, esponjas, ascidias), consumidores de invertebrados móviles (e.g., cangrejos, moluscos móviles), planctívoros, piscívoros u omnívoros (tanto materia animal como vegetal). Estos rasgos funcionales fueron obtenidos de la base de datos de Froese y Pauly (2018) y de Roberston y Allen (2015).

b. Índices de Diversidad y Redundancia Funcional.

Para el análisis de diversidad funcional, se emplearon los índices propuestos por Villéger *et al.* (2008) para estimar de manera independiente los componentes de la diversidad funcional: *Riqueza Funcional* (FRic), *Divergencia funcional* (FDiv) y *Equidad Funcional* (FEve), los cuales tienen en cuenta las abundancias de las especies de la comunidad en un espacio funcional multidimensional. La *Riqueza Funcional* representa la cantidad de espacio funcional que ocupan las especies de una comunidad independientemente de sus abundancias. La *Divergencia Funcional* determina el grado en el que las abundancias de la comunidad están distribuidas hacia los extremos del espacio funcional ocupado. Por último, la

Equidad Funcional mide la regularidad de la distribución de las abundancias dentro del espacio funcional ocupado. Estos índices se calcularon usando el paquete *FDiversity* del lenguaje R versión 3.5.2 (R Development Core Team, 2016), el cual emplea una matriz de distancias de Gower, que permite mezclar datos cualitativos y cuantitativos. Se construyó un espacio funcional multidimensional a partir de un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) con el fin de comparar el espacio funcional multidimensional (la *Riqueza funcional*) a diferentes escalas (acervo de especies regional, acervo de especies local y especies registradas en los censos visuales) extraídos de los listados y bases de datos. La *Riqueza Funcional* entre arrecifes, así como los otros índices de diversidad funcional, se estimaron a partir de los datos obtenidos de los censos visuales considerando que la divergencia y la equidad funcional precisan de datos de abundancia.

El análisis de redundancia y vulnerabilidad funcional se realizó siguiendo la metodología de Ricotta *et al.* (2016), que se basa en las disimilitudes funcionales entre las especies y toma en cuenta sus abundancias en la comunidad. Este análisis se realizó tanto a nivel de la comunidad como a nivel de especie. En primera medida, la *Redundancia Funcional* (R) a nivel de la comunidad se estimó como el complemento de la *Singularidad Funcional* (U) (del término en inglés *functional uniqueness*), que es la razón entre el índice de Rao Q , que considera las diferencias entre especies para el cálculo de la diversidad funcional y representa un estimativo de la *Vulnerabilidad Funcional* a nivel de la comunidad, y el índice de Simpson D , que considera a las especies como máximamente disímiles; de esta manera, la redundancia funcional es $R = 1 - Q/D$. En segunda medida, la *Vulnerabilidad Funcional* (V_i) a nivel de especie se calculó teniendo en cuenta dos aspectos: el primero considera la disimilitud funcional de una especie con respecto al resto de especies del ensamblaje, es decir, la relevancia de una especie para el mantenimiento de una determinada función; este índice es la *Singularidad Funcional* a nivel de especie (K_i) y su rango es de 0 a 1, con especies altamente disímiles con valores cercanos a 1. El segundo aspecto a tener en cuenta para la *Vulnerabilidad Funcional* (V_i), es la probabilidad de extinción expresada en la abundancia de las especies en la comunidad. Como resultado, V_i combina información estadística sobre la rareza y la singularidad funcional de las especies en el ensamblaje. Al igual que el índice K_i , V_i varía en un rango de 0 a 1, por lo tanto, especies con valores cercanos a 1 son las más

vulnerables. Todos estos índices se calcularon con la función *uniqueness* del paquete “*adiv*” de R versión 3.5.2. Por último, se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA) para comparar los índices de diversidad y de redundancia funcional entre los arrecifes.

RESULTADOS

En los censos visuales de los tres arrecifes de Isla Gorgona se registró un total de 61 especies de peces pertenecientes a 26 familias; 51 especies fueron registradas en el arrecife La Azufrada, 49 en Playa Blanca y 44 en La Ventana. La riqueza de especies promedio observada por transecto (y su desviación estándar) fue de 24,1 ($\pm 5,14$) en La Azufrada, 20 ($\pm 4,79$) en Playa Blanca y 19,5 ($\pm 3,0$) en La Ventana. Las especies con mayores abundancias para toda la isla fueron *Thalassoma lucasanum*, *Chromis atrilobata* y *Cephalopholis colonus*. Con respecto a la densidad de los rasgos funcionales de las especies, se encontró una mayor densidad de peces con un tamaño corporal entre 7-15 cm y de hábitos alimenticios planctívoros, mientras que los peces de gran tamaño corporal (i.e., > 80 cm) y pertenecientes al grupo trófico de parasíticos y herbívoros-detrítívoros tuvieron las menores densidades en el ensamblaje (Figura 1). A partir de las bases de datos y listados, se obtuvo un total de 179 especies de peces de arrecifes coralinos para el acervo de especies regional y 82 especies para el acervo de especies local.

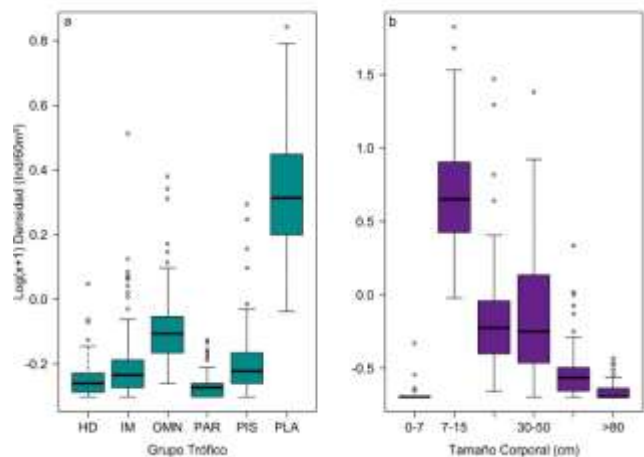


Figura 1. Densidad de peces en los arrecifes de Isla Gorgona según su grupo trófico (a) y tamaño corporal (b). Grupo trófico: herbívoros detrítívoros (HD), consumidores de invertebrados móviles (IM), omnívoros (OMN), parasíticos (PAR), piscívoros (PIS) y planctívoros (PLA). Los boxplots muestran las medianas, mientras que los bigotes representan los máximos y mínimos.

Tabla 1. Índices de diversidad funcional para cada arrecife y para toda la Isla.

Arrecife	N	FRic	FDiv	FEve
La Azufrada	51	0,775	0,887	0,421
Playa Blanca	49	0,886	0,873	0,354
La Ventana	44	0,858	0,899	0,399
Gorgona	61	0.831	0,8163	0,3245

La *Riqueza Funcional* (FRic) del ensamblaje de peces coralinos de Isla Gorgona fue de 0,838, lo cual indica que éste ocupa un 83,8% del espacio funcional multidimensional ocupado por el acervo de especies del POT (Figura 2a). Adicionalmente, la *Riqueza Funcional* de las especies encontradas en los censos visuales fue de 0,645. Por otra parte, la riqueza taxonómica de Gorgona representó el 51,3% de la riqueza de peces de arrecife coralino del POT mientras que la riqueza encontrada en los censos representó el 34% de las especies del POT y el 74% de las especies del acervo local (Figura 2b). Para toda la isla, se obtuvo un valor de *Divergencia Funcional* alto (FDiv = 0,816) mientras que la *Equidad Funcional* fue baja (FEve = 0,324). No se encontraron diferencias significativas entre los arrecifes para ninguno de los índices de diversidad funcional ($F(2,117) = 0,668$, $p > 0,05$ para FRic; $F(2,117) = 0,204$, $p > 0,05$ para FDiv; $F(2,117) = 0,855$, $p > 0,05$ para FEve; Tabla 1; Figura 3).

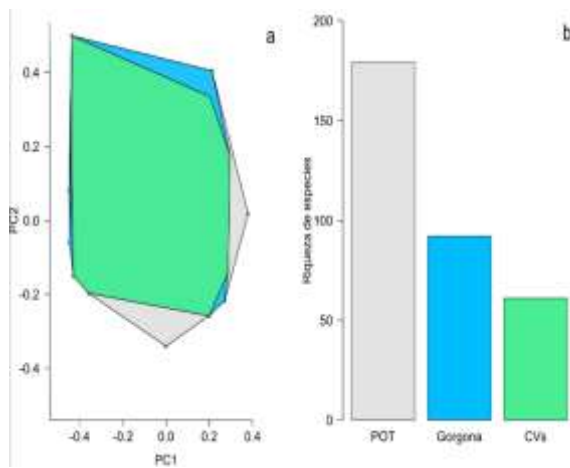


Figura 2. Riqueza funcional y riqueza taxonómica de peces arrecifales de Isla Gorgona a diferentes escalas espaciales. (a) Representación de los dos ejes del análisis de coordenadas principales del volumen funcional que representa el espacio funcional ocupado por las especies del pool de especies regional POT (polígono gris) el pool de especies local de Isla Gorgona (polígono azul) y las especies registradas en los censos

visuales CVs (polígono verde). (b) número de especies de peces de arrecife coralino en las diferentes escalas espaciales.

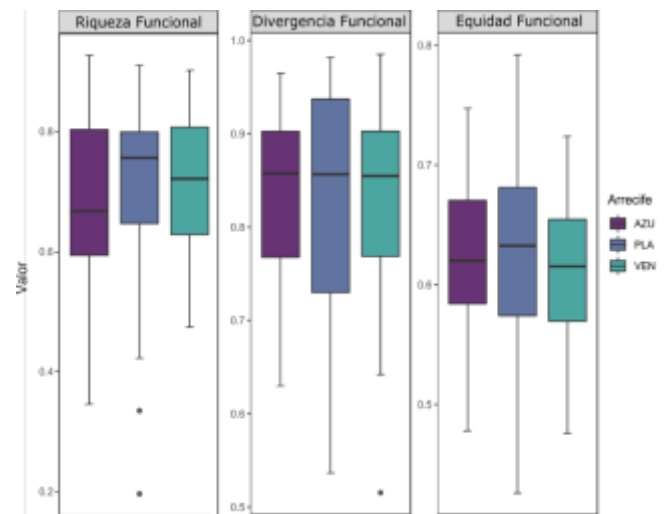


Figura 3. Representación de los índices de diversidad funcional para los peces de tres arrecifes coralinos de Isla Gorgona: La Azufrada (AZU), Playa Blanca (PLA) y La Ventana (VEN). Los boxplots muestran las medianas, mientras que los bigotes representan los máximos y mínimos.

Con respecto a los análisis de *Redundancia Funcional*, se obtuvo una redundancia relativamente alta para toda la isla ($R = 0,591$) y una vulnerabilidad funcional promedio baja para la comunidad ($Q = 0,34$); los resultados de redundancia funcional fueron similares para los tres arrecifes considerados ($F(2,117) = 0,517$, $p > 0,05$; Tabla 2). Las especies que más contribuyeron a la redundancia funcional a nivel de la comunidad fueron *Cephalopholis colonus*, *Haemulon flaviguttatum*, *Zanclus cornutus* y *Chenochaetus marginatus*, debido a sus bajos valores de *Singularidad Funcional* a nivel de especie (K_i) (Tabla 3). Con respecto a la *Vulnerabilidad Funcional* (V_i), se registraron valores entre 0,27 y 0,63, con 5 especies (*Hoplopagrus guentherii*, *Echidna nebulosa*, *Gymnothorax castaneus*, *Synodus lacertinus* y

Epinephelus labriformis) presentando los valores de V_i más altos para toda la isla (Tabla 4), mientras que

las especies con la menor *Vulnerabilidad*

Tabla 2. Índices de redundancia funcional para cada arrecife y para toda la Isla.

Arrecife	D	Q	U	R
La Azufrada	0,86	0,35	0,4	0,6
Playa Blanca	0,8	0,32	0,42	0,58
La Ventana	0,83	0,35	0,4	0,6
Gorgona	0,83	0,34	0,409	0,591

Funcional fueron *T. lucasanum* y *C. colonus*. Los resultados también muestran que los valores de *Vulnerabilidad Funcional* más altos se obtuvieron para las especies depredadoras y de tamaño corporal grande del ensamblaje.

DISCUSIÓN

Los estudios en ecología funcional van más allá de las características descriptivas y evolutivas de las comunidades, incorporando las características funcionales de cada una de las especies dentro de las dinámicas del ecosistema (Bellwood *et al.*, 2019). Los estudios específicamente en peces han ayudado a entender la respuesta de las comunidades a los disturbios, interacciones bióticas, procesos de extinción y eventos de invasión de especies (Mason *et al.*, 2007; Villéger *et al.*, 2010). En este trabajo, los análisis funcionales sugieren que la comunidad de peces arrecifales de Isla Gorgona presenta una alta complementariedad de nicho que le permite desempeñar un amplio rango de funciones ecológicas, a pesar de que la distribución de estas funciones es desigual y, como consecuencia, algunos nichos sean funcionalmente vulnerables.

Los índices de diversidad funcional empleados en este estudio estiman de manera independiente los diferentes componentes de la diversidad funcional (e.g., riqueza, divergencia y equidad) y proveen un mayor detalle de los mecanismos que relacionan la diversidad con el funcionamiento del ecosistema (Mouchet *et al.*, 2010). En primer lugar, la *Riqueza Funcional*, representada a partir del espacio funcional calculado a diferentes escalas espaciales, reveló que la riqueza funcional del ensamblaje de Isla Gorgona es alta con respecto a las funciones presentadas por las especies del acervo de especies regional. Esto se ve reflejado en que a pesar de que las especies del acervo local de peces de arrecife coralino de Gorgona solo representan un 51,3% de las especies del Pacífico Oriental Tropical, ocupan un 83% del espacio funcional multidimensional ocupado por el ensamblaje regional, sugiriendo que las especies de peces de

Gorgona podrían estar ocupando varios nichos ecológicos y, por lo tanto, estar desempeñando un amplio rango de funciones. Esta riqueza funcional a nivel local es consistente con lo que se esperaría a priori y apoya la idea de que la composición funcional en sitios pobres en especies representa un subconjunto de la riqueza funcional del acervo de especies regional y que ciertas combinaciones de rasgos pueden estar representados por pocas especies (Bender *et al.*, 2017). Además, estos resultados apoyan la idea de que las faunas pobres del POT pueden mantener el amplio rango de procesos ecológicos necesarios para el crecimiento y la persistencia de los arrecifes coralinos, al desempeñar la mayoría de funciones de sitios con faunas más ricas en especies (Mouillot *et al.*, 2014). Los resultados encontrados para Isla Gorgona son similares a los encontrados en Isla Malpelo (POT) por Quimbayo *et al.* (2017), quienes hallaron una alta riqueza funcional para el acervo de especies local a pesar de que solo presenta un 35% de las especies del acervo regional. Una riqueza funcional alta sugiere que hay una alta complementariedad de nichos que permite la coexistencia de especies, por lo tanto, la mayor parte de los recursos potencialmente disponibles en los arrecifes coralinos de la isla están siendo explotados, favoreciendo de esta manera la productividad y la estabilidad del ecosistema (Mason *et al.*, 2005).

El análisis de los índices de *Redundancia y Diversidad Funcional* a partir de los datos obtenidos en los censos visuales no reveló diferencias significativas entre los arrecifes estudiados. Lo anterior sugiere que no existe una estructura espacial a esa escala en el ensamblaje de peces coralinos de Isla Gorgona. Aparentemente, tanto la riqueza como la abundancia de las especies de peces se distribuye de manera similar en los tres arrecifes, quizás como consecuencia de la similitud de los arrecifes en su comunidad bentónica y estructura arrecifal debido a la dominancia de corales del género *Pocillopora* y a la cercanía entre los arrecifes (distancia máxima entre arrecifes vecinos = 1,5 km). En términos de manejo, los resultados de este estudio sugieren que es posible incorporar los rasgos funcionales en los planes de monitoreo en uno de los arrecifes coralinos

estudiados; así mismo, se recomienda realizar un análisis funcional del ensamblaje de peces a una escala temporal, usando los datos de riqueza y abundancia colectados en el arrecife La Azufrada desde 1998

por el Sistema Nacional de Monitoreo de los Arrecifes Coralinos (SIMAC) de la isla (Garzón-Ferreira & Rodríguez-Ramírez, 2010), de manera que permita una comprensión de la estructura

Tabla 3. Especies con los valores de singularidad funcional (más redundantes) más bajos y sus respectivas abundancias.

Especie	K	Abundancia
<i>Cephalopholis colonus</i>	0,31	2234
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	0,35	53
<i>Zanclus cornutus</i>	0,37	47
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	0,38	1439
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,38	364
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0,38	218
<i>Ctenochaetus marginatus</i>	0,38	6
<i>Lutjanus viridis</i>	0,39	221
<i>Acanthurus triostegus</i>	0,39	69
<i>Chaetodon humeralis</i>	0,39	51
<i>Melichthys niger</i>	0,39	3
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0,40	6232
<i>Canthigaster punctatissima</i>	0,40	123
<i>Malacanthus brevirostris</i>	0,40	4
<i>Canthigaster janthinoptera</i>	0,40	1
<i>Chromis atrilobata</i>	0,41	3508
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0,41	145
<i>Acanthurus nigricans</i>	0,41	7
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0,42	317
<i>Halichoeres dispilus</i>	0,42	141

Tabla 4. Especies con valores de vulnerabilidad funcional más altos y sus respectivas abundancias.

Especie	V	Abundancia
<i>Hoplopagrus guenterii</i>	0,63	1
<i>Echidna nebulosa</i>	0,60	1
<i>Gymnothorax castaneus</i>	0,59	1
<i>Synodus lacertinus</i>	0,57	1
<i>Epinephelus labriformis</i>	0,56	217
<i>Caranx melampygus</i>	0,56	26
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0,56	1
<i>Neoniphon suborbitalis</i>	0,54	13
<i>Rypticus bicolor</i>	0,54	4
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	0,53	8

funcional de la comunidad de peces a lo largo del tiempo.

En este estudio, el índice de *Divergencia Funcional* se empleó con el fin de determinar en qué medida las especies más abundantes del ensamblaje presentan rasgos máximamente disímiles. Los valores para este índice reflejan un alto grado de diferenciación de nicho en las especies dominantes, es decir, que las especies más abundantes están asociadas con rasgos diferentes y debido a esto, posiblemente no existe competencia por el nicho que ocupan. Ecológicamente, unos valores de divergencia altos sugieren que existe un uso más eficiente de la variedad de recursos presentes en el ecosistema por parte de los peces arrecifales, lo que podría incrementar la magnitud de los procesos del ecosistema (Mason *et al.*, 2005). En contraste, los valores del índice de *Equidad Funcional* para toda la isla fueron bajos, indicando que posiblemente las funciones están concentradas en ciertos grupos de la comunidad. Esta distribución desigual de rasgos funcionales también se puede corroborar al observar la densidad de individuos según su grupo trófico y tamaño corporal (Figura 1). Unos bajos valores de equidad funcional implican que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas pero subutilizadas, lo que podría reducir la productividad e incrementar la probabilidad de que se establezcan posibles especies invasoras (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

Los resultados de *Redundancia Funcional* (R) a nivel de comunidad sugieren que la redundancia en el ensamblaje es alta, sin embargo, no fue posible comparar estos resultados debido a que no se encontraron estudios que emplearan este índice en peces de arrecifes coralinos. El índice R se basa en la estandarización de la similitud funcional promedio y mide la similitud de todos los individuos de la misma o de diferentes especies en el ensamblaje que realizan la misma función (Ricotta *et al.*, 2016). Por lo anterior, la redundancia observada a nivel de la comunidad no se debe exclusivamente a que existen varias especies que realicen una misma función, sino también a que, al tomar en cuenta las abundancias de las especies y las diferencias intraespecíficas, las funciones del ecosistema están representadas por un alto número de individuos. No obstante, de acuerdo a los valores de *Equidad Funcional*, algunas funciones están representadas por muchos individuos mientras que otras funciones por pocos y por lo tanto, la redundancia observada no asegura la persistencia de todas las funciones ecológicas de la comunidad; este patrón es definido por Mouillot *et al.* (2014) con el término de sobre-redundancia funcional (del inglés

Functional Over-Redundancy) para indicar que las funciones están desproporcionalmente agrupadas en ciertos grupos. Los resultados de *Singularidad Funcional* a nivel de especie (K_i) soportan estos hallazgos puesto que las especies con los valores de K más bajos, es decir, las que están contribuyendo a la redundancia de todo el ensamblaje, presentan por lo general los valores de abundancia más altos (Tabla 3). El índice de Rao Q , como lo sugieren Ricotta *et al.* (2016), también representa un estimativo de la vulnerabilidad promedio a nivel de la comunidad, por lo tanto, los valores encontrados en este estudio sugieren que la *Vulnerabilidad Funcional* del ensamblaje de Isla Gorgona es baja y que las diferencias funcionales entre las especies no son altas, sustentando así, la redundancia observada.

La *Vulnerabilidad Funcional* (V_i) relaciona la relevancia funcional de una especie con su probabilidad de extinción (Ricotta *et al.*, 2016), por lo que los valores de V más altos se obtuvieron para las especies cuyos rasgos son más distintivos y cuyas abundancias son más bajas. Los valores de vulnerabilidad más altos se obtuvieron para las especies de hábitos carnívoros, ya sean consumidores de invertebrados o piscívoros, y de tamaños corporales grandes. La tendencia de vulnerabilidad ha sido determinada en estudios previos (e.g., Dalerum, 2013; Grenié *et al.* 2018), que encontraron valores de rareza funcional (medida de distintividad) altos para las especies grandes y las pertenecientes a la familia Carangidae. De acuerdo a los resultados de *Equidad Funcional*, se puede inferir que el nicho asociado a estas especies funcionalmente vulnerables está siendo subutilizado. Para los peces de arrecife, los tamaños corporales grandes implican rangos vitales grandes, de esta manera, la capacidad del ensamblaje de Isla Gorgona de expandir sus funciones y de colonizar nuevos hábitats podría ser limitada; además, se ha determinado que las especies grandes son más tolerantes a las variaciones ambientales que las especies pequeñas (Robertson, 1998; Luiz *et al.*, 2013; Bender *et al.*, 2017). Con respecto a los piscívoros y carnívoros del ensamblaje, la vulnerabilidad de las especies asociadas a estas funciones puede afectar los controles de arriba hacia abajo (del inglés “top-down effects”) de la cadena trófica del ecosistema dado que los piscívoros son importantes para controlar las poblaciones de especies de niveles tróficos menores y por ende, tendría consecuencias para los flujos de energía asociados (Boaden & Kingsford, 2015). Sin embargo, los resultados de *Vulnerabilidad Funcional* podrían estar subestimando a estas especies con estos rasgos funcionales debido a la metodología empleada. Por lo tanto, se

sugiere que estudios futuros empleen la biomasa como un estimativo de la abundancia, ya que la biomasa está más relacionada con la cantidad de energía y el uso de los recursos de las especies; de acuerdo a esto, es pertinente tomar medidas de tallas corporales de los peces en los censos visuales de los monitoreos de los arrecifes coralinos de la isla. Además, se recomienda extender los censos visuales de manera que permitan capturar en mayor medida a las especies grandes y carnívoras (e.g., mediante buceos errantes, censos nocturnos, cámaras subacuáticas).

Con base en los índices de diversidad y redundancia funcional empleados en este estudio, el ensamblaje de peces está estructurado de manera que la coexistencia de sus especies permite llenar varios nichos ecológicos y desempeñar diferentes funciones que favorecen la productividad del ecosistema. No obstante, la distribución de las funciones está concentrada en diferentes grupos debido posiblemente a los filtros que el ambiente impone y, por lo tanto, algunos nichos como los ocupados por los depredadores de la comunidad, están siendo subutilizados con implicaciones para la estabilidad del ecosistema. De igual manera, la redundancia funcional encontrada para el ensamblaje podría mantener el amplio rango de funciones desempeñadas, pero de manera desigual, puesto que las abundancias de las especies están concentradas en ciertas funciones, haciendo que mientras unas sean redundantes, otras sean vulnerables. Se espera que

este estudio establezca bases para seguir aportando al estudio de la ecología funcional de las diferentes comunidades bióticas que conforman los arrecifes coralinos de Isla Gorgona; así mismo, este estudio pone de manifiesto la importancia de considerar las funciones de las especies (medidas a partir de sus rasgos funcionales) en los programas de conservación y monitoreo, pues el funcionamiento y la resiliencia del ecosistema no sólo depende de la riqueza taxonómica y de las abundancias de sus especies; además, la conservación de las comunidades de peces se debe enfocar tanto en las especies dominantes que contribuyen a la redundancia funcional, así como las especies raras que realizan funciones distintivas que podrían ser claves para el funcionamiento del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, le agradezco a mi compañera y amiga Stephania Palacios por su acompañamiento académico y moral, así como por sus consejos en la escritura y análisis de este trabajo y su ayuda en la realización de los censos visuales. También le agradezco al profesor Oscar Murillo y a Juan Pablo Quimbayo por su ayuda en los análisis estadísticos. Hago mención especial de Ana Lucía Castrillón por su apoyo logístico en campo. Por último, le agradezco al personal de Parques Nacionales Naturales en Isla Gorgona por su acompañamiento durante la fase de campo de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Medrano, R. & Calderon-Aguilera, L.E. (2016), “Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific”, *Marine Ecology*, Vol. 37 No. 1, pp. 119–133.
- Bellwood, D.R., Streit, R.P., Brandl, S.J. & Tebbett, S.B. (2019), “The meaning of the term „function” in ecology: A coral reef perspective”, *Functional Ecology*, pp. 0–1.
- Bender, M.G., Leprieur, F., Mouillot, D., Kulbicki, M., Parravicini, V., Pie, M.R., Barneche, D.R., *et al.* (2017), “Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas”, *Ecography*, Vol. 40 No. 3, pp. 425–435.
- Boaden, A.E. & Kingsford, M. (2015), “Predators drive community structure in coral reef fish assemblages”, *Ecosphere*, Vol. 6 No. 4.
- Córdova-Tapia, F. & Zambrano, L. (2015), “La diversidad funcional en la ecología de comunidades.”, *Revista Ecosistemas*, Vol. 24 No. 3, pp. 78–87.
- D’Agata, S., Vigliola, L., Graham, N.A.J., Wantiez, L., Parravicini, V., Villéger, S., Mou-Tham, G., *et al.* (2016), “Unexpected high vulnerability of functions in wilderness areas: Evidence from coral reef fishes”, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 283 No. 1844.

- Dalerum, F. (2013), "Phylogenetic and functional diversity in large carnivore assemblages" *Proceedings of The Royal Society*, Vol. 280, pp. 20130049.
- De'ath, G., Fabricius, K.E., Sweatman, H., Puotinen, M. & Falkowski, P.G. (2002), "The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 109, pp. 17995–17999.
- Díaz, J.M., Cendales, M.H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, G.H., Parra-Velandia, F., *et al.* (2000), *Áreas Coralinas de Colombia*, INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales, Santa Marta.
- Dolbeth, M., Vendel, A.L., Pessanha, A. & Patrício, J. (2016), "Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance", *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 112 No. 1–2, pp. 244–254.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. (2001), "Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems", *Journal of Ecology*, Vol. 89 No. 1, pp. 118–125.
- Froese, R. & Pauly, D. (2018), "FishBase", *World Wide Web Electronic Publication*, available at: <http://www.fishbase.org> (accessed 2 December 2017).
- Garzón-Ferreira, J. & Rodríguez-Ramírez, A. (2010), "SIMAC: Development and implementation of a coral reef monitoring network in Colombia", *Revista de Biología Tropical*, Vol. 58, pp. 67–80.
- Giraldo, A., Rodríguez-Rubio, E. & Zapata, F. (2008), "Condiciones oceanográficas en isla Gorgona, Pacífico oriental tropical de Colombia", *Latin American Journal of Aquatic Research*, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Facultad de Recursos Naturales. Escuela de Ciencias del Mar, Vol. 36 No. 1, pp. 121–128.
- Glynn, P.W., von Prael, H. & Guhl, F. (1982), "Coral reef of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development", *Boletín de Investigaciones Marinas Costeras*, Vol. 12, pp. 185–214.
- Grenié, M., Mouillot, D., Villéger, S., Denelle, P., Tucker, C.M., Munoz, F. & Violle, C. (2018), "Functional rarity of coral reef fishes at the global scale: Hotspots and challenges for conservation", *Biological Conservation*, Elsevier, Vol. 226, pp. 288–299.
- Guillemot, N., Kulbicki, M., Chabanet, P. & Vigliola, L. (2011), "Functional redundancy patterns reveal non-random assembly rules in a species-rich marine assemblage", *PLoS ONE*, Public Library of Science, Vol. 6 No. 10, p. e26735.
- Hoey, A.S. & Bellwood, D.R. (2009), "Limited functional redundancy in a high diversity system: Single species dominates key ecological process on coral reefs", *Ecosystems*, Vol. 12 No. 8, pp. 1316–1328.
- Holbrook, S.J., Schmitt, R.J. & Brooks, A.J. (2008), "Resistance and resilience of a coral reef fish community to changes in coral cover", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 371, pp. 263–271.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., *et al.* (2003), "Climate change, human Impacts, and the resilience of coral reefs", *Science*, Vol. 301 No. August, pp. 929–934.
- Jones, G.P., McCormick, M.I., Srinivasan, M. and Eagle, J. V. (2004), "Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves.", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, National Academy of Sciences, Vol. 101 No. 21, pp. 8251–3.
- Knowlton, N., Brainard, R.E., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L. & Caley, M.J. (2010), "Coral Reef Biodiversity", *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance*, pp. 65–78.

- Luiz, O.J., Allen, A.P., Robertson, D.R., Floeter, S.R., Kulbicki, M., Vigliola, L., Becheler, R., *et al.* (2013), “Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes.”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, National Academy of Sciences, Vol. 110 No. 41, pp. 16498–502.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P. & Argillier, C. (2007), “Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities”, *Oecologia*, Vol. 153 No. 2, pp. 441–452.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005), “Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity”, *Oikos*, Vol. 111 No. 1, pp. 112–118.
- Moberg, F. & Folke, C. (1999), *Ecological Goods and Services of Coral Reef Ecosystems*, *Ecological Economics*, Vol. 29.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010), “Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules”, *Functional Ecology*, Vol. 24 No. 4, pp. 867–876.
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., *et al.* (2013), “Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems”, *PLoS Biology*, Vol. 11 No. 5.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013), “A functional approach reveals community responses to disturbances”, *Trends in Ecology & Evolution*, Elsevier Current Trends, Vol. 28 No. 3, pp. 167–177.
- Mouillot, D., Villeger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M., Chabanet, P., *et al.* (2014), “Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Vol. 111 No. 38, pp. 13757–13762.
- Muñoz, C.G. & Zapata, F.A. (2013), *Plan de Manejo de Los Arrecifes Coralinos Del Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico Colombiano*, Parques Nacionales Naturales, Cali, Colombia.
- Naeem, S. (2008), “Species Redundancy and Ecosystem Reliability”, *Conservation Biology*, Vol. 12 No. 1, pp. 39–45.
- Naeem, S., Duffy, J.E. & Zavaleta, E. (2012), “The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction”, *Science*, Vol. 336 No. 6087, pp. 1401–1406.
- Nyström, M. (2006), “Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs.”, *Ambio*, Vol. 35 No. 1, pp. 30–5.
- Palacios, M.M. & Zapata, F.A. (2014), “Fish community structure on coral habitats with contrasting architecture in the Tropical Eastern Pacific”, *Revista de Biología Tropical*, Vol. 62 No. 1, pp. 343–357.
- Pratchett, M., Munday, P., Wilson, S., Graham, N., Cinner, J., Bellwood, D., Jones, G., *et al.* (2008), *Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes: Ecological and economic consequences*.
- Pratchett, M.S., Hoey, A.S. & Wilson, S.K. (2014), “Reef degradation and the loss of critical ecosystem goods and services provided by coral reef fishes”, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, Vol. 7, pp. 37–43.
- Pratchett, M.S., Wilson, A.S.K., Berumen, A.M.L. & McCormick, M.I. (2004), “Sublethal effects of coral bleaching on an obligate coral feeding butterflyfish”, *Coral Reefs*, Vol. 23, pp. 352–356.

- Quimbayo, J.P., Mendes, T.C., Kulbicki, M., Floeter, S.R. & Zapata, F.A. (2017), “Unusual reef fish biomass and functional richness at Malpelo, a remote island in the Tropical Eastern Pacific”, *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 100 No. 2, pp. 149–162.
- R Development Core Team. (2016), “R: A Language and Environment for Statistical Computing”, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, available at: <http://www.r-project.org>.
- Ricotta, C., de Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B.E.L. & Pavoine, S. (2016), “Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide”, *Methods in Ecology and Evolution*, Vol. 7 No. 11, pp. 1386–1395.
- Roberston, D. and Allen, D. (2015), “Shore fishes of the Tropical Eastern Pacific”, available at: <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/> (accessed 9 September 2018).
- Robertson, D.R. (1998), “Implications of body size for interspecific interactions and assemblage organization among coral-reef fishes”, *Austral Ecology*, Vol. 23 No. 3, pp. 252–257.
- Rosenfeld, J.S. (2002), “Functional redundancy in ecology and conservation”, *Oikos*, Vol. 98 No. 1, pp. 156–162.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997), “The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes”, *Science*, Vol. 277, pp. 1300–1302.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008), “New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology”, *Ecology*, Vol. 89 No. 8, pp. 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D. (2010), “Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation”, *Ecological Applications*, Vol. 20 No. 6, pp. 1512–1522.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007), “Let the concept of trait be functional!”, *Oikos*, Vol. 116 No. 5, pp. 882–892.
- Wilson, S.K., Graham, N.A.J., Pratchett, M.S., Jones, G.P. & Polunin, N.V.C. (2006), “Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: Are reef fishes at risk or resilient?”, *Global Change Biology*, Vol. 12 No. 11, pp. 2220–2234.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., *et al.* (2006), “Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services”, *Science*, Vol. 314, pp. 787–790.
- Zapata, F.A. (2017), “Temporal dynamics of coral and algal cover and their drivers on a coral reef of Gorgona Island, Colombia (Eastern Tropical Pacific)”, *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.*, Vol. 41 No. 160, pp. 298–310.
- Zapata, F.A. & Morales, Y. (1997), “Spatial and temporal patterns of fish diversity in a coral reef at Gorgona Island, Colombia.”, *8th International Coral Reef Symposium*.
- Zapata, F.A., Rodríguez-Ramírez, A., Caro-Zambrano, C. & Garzón-Ferreira, J. (2010), “Mid- term coral-algal dynamics and conservation status of a Gorgona Island (Tropical Eastern Pacific) coral reef”, *Revista de Biología Tropical*, Vol. 58 No. 1, pp. 81–9.